Ecología
http://www.revistas.unal.edu.co/index.php/cal

doi: https://dx.doi.org/10.1544 6/caldasia.v40n1.68602
Caldasia 40(1):144-160. Enero-junio 2018

Diversidad de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México

Copronecrophagous beetle diversity (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in the Selva El Ocote Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico

Gibrán Sánchez-Hernández[1]*, Benigno Gómez[1], Leonardo Delgado[2], M. Edivaldo Rodríguez-López[1], Eduardo R. Chamé-Vázquez[3]

[1]Departamento de Conservación de la Biodiversidad. El Colegio de la Frontera Sur. Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n. Barrio de María Auxiliadora, C.P. 29290, San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México. gisah16@gmail.com, bgomez@ecosur.mx, edivaldo.rguez@gmail.com*

[2]Red de Biodiversidad y Sistemática. Instituto de Ecología, A. C. Carretera Antigua a Coatepec 351, C.P. 91070, Xalapa, Veracruz, México. leonardo.delgado@inecol.mx

[3]Ecología de Artrópodos y Manejo de Plagas. El Colegio de la Frontera Sur. Carretera Antiguo Aeropuerto km. 2.5, C.P. 30700, Tapachula, Chiapas, México. echame@ecosur.mx.

**Autor para correspondencia.*

RESUMEN

Los escarabajos de la subfamilia Scarabaeinae son considerados importantes para estudios de diversidad biológica y conservación de ecosistemas. Realizan una variedad de funciones y son sensibles a las perturbaciones ambientales. Chiapas es una de las regiones con mayor número de registros de Scarabaeinae en México, pero aún existen extensas zonas con poco conocimiento sobre este grupo de insectos, incluyendo algunas áreas naturales protegidas, como es el caso de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote. Se analizaron los ensambles de escarabajos copronecrófagos, producto de cinco muestreos sistemáticos realizados durante 2011 y 2012, en tres hábitats representativos de la reserva. Las recolecciones se realizaron mediante trampas de caída utilizando calamar, estiércol de cerdo y estiércol vacuno como atrayentes. Se recolectaron 5421 escarabajos de seis tribus, 12 géneros y 37 especies. La cobertura del muestreo fue cercana al 100 % y las evaluaciones indican que la Selva tuvo la riqueza más cercana a la estimada mientras que el cultivo de café es el hábitat con mayor posibilidad de adicionar especies al inventario. Los valores de diversidad beta sugieren que las faunas de los tres hábitats forman parte de una sola comunidad de escarabajos, pero la composición de los gremios tróficos es diferente en todos ellos. La fauna obtenida constituye el 31,1 % de las especies registradas en Chiapas. Este trabajo representa el primer estudio mediante muestreos sistemáticos en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote.

Palabras Clave. Diversidad efectiva, gremios, REBISO, equitatividad, dominancia.

ABSTRACT

Beetles of the subfamily Scarabaeinae are considered important for studies of biological diversity and conservation of ecosystems. They perform a variety of functions and are sensitive to environmental disturbances. Chiapas is one of the regions with the largest number of Scarabaeinae records in Mexico, but there are still extensive areas with little knowledge about this group of insects, including some protected natural areas, such as the Selva El Ocote Biosphere Reserve. Copronecrophagous beetle assemblages, product of five systematic sampling during 2011 and 2012 in three representative habitats of the reserve, were analyzed. The collections were made using pitfall traps using squid, pig dung and cow dung as attractants. 5421 beetles were collected from six tribes, 12 genera and 37 species.

The sampling coverage was close to 100 % and the evaluations indicate that the Selva had the closest to the estimated richness while the coffee plantation is the habitat with greater possibility of adding species to the inventory. The values of beta diversity suggest that the faunas of the three habitats are part of a single community of beetles, but the composition of the trophic guilds is different in all of them. The fauna obtained constitutes 31.1 % of the species recorded in Chiapas. This work represents the first study by systematic sampling in the Selva El Ocote Biosphere Reserve.

Key Words. Effective diversity, guilds, REBISO, evenness, dominance.

INTRODUCCIÓN

La Reserva de la Biosfera Selva El Ocote (REBISO), es considerada como una de las áreas de mayor superficie de selva tropical húmeda en Mesoamérica. Protege uno de los centros de diversidad biológica más importante en México y el mundo, al encontrarse ubicada en una zona de transición de dos provincias neotropicales, la Pacifiquense y la Tehuatepequense. Este macizo forestal se encuentra donde confluyen la selva de los Uxpanapa en Veracruz y de los Chimalapas en Oaxaca. Su amplia gama de condiciones topográficas y microclimas, son la base para la existencia de varios tipos de vegetación entre los que se han reportado un total de 565 especies de árboles leñosos (CONANP 2001, Ramírez-Marcial *et al*. 2017). Pese a su importancia, la reserva también enfrenta graves problemas de deterioro, desde el siglo pasado la región ha presentado una compleja problemática por colonización, deforestación, ganadería, cacería, e incendios forestales naturales y provocados que desencadenan importantes procesos de erosión, de extinción de especies y de pérdida de ecosistemas (Vásquez y March 1996, CONANP 2001). La tasa de deforestación estimada en la Reserva para el periodo 1986–2000 fue de 1,05 % anual, principalmente por actividades agrícolas y ganaderas. Sin embargo, la tasa de deforestación anual para el periodo 1995–2000 fue del 2,54 % (Flamenco–Sandoval *et al*. 2007).

La pérdida y degradación de los ambientes naturales son la mayor amenaza para las especies silvestres, en particular para grupos que desempeñan diversas funciones ecológicas. Los escarabajos de la subfamilia Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) conforman un gremio bien definido en el que se aprecian características morfológicas, funcionales y de comportamiento particulares, factores que los identifican como un grupo sensible a las perturbaciones ambientales (Nichols y Gardner 2011). Viven estrechamente asociados al excremento de mamíferos y otros vertebrados ya que éste constituye su principal fuente alimenticia. Mediante la manipulación de las heces durante el proceso de alimentación, los escarabajos del estiércol intervienen en una serie de funciones que van desde la dispersión secundaria de semillas hasta el ciclo de nutrientes y la supresión de parásitos. Muchas de estas funciones ecológicas proporcionan valiosos servicios ecosistémicos, como el control biológico de plagas y la fertilización del suelo (Nichols *et al*. 2008, Nichols y Gómez 2013). Aunque la mayoría de estos escarabajos se alimentan de estiércol, algunas especies se alimentan de recursos alternativos como carroña, hongos, milpiés o frutas, y utilizan diferentes señales volátiles para encontrar cada recurso (Tribe y Burger 2011).

El grupo está constituido por más de 6200 especies descritas, reunidos en 11 tribus y 267 géneros, con un estimado del 30-50 % de especies aun sin describir (Tarasov y Génier 2015). Gran parte de esta fauna se encuentra distribuida en la región Neotropical con cerca de 1300 especies y alrededor de 70 géneros (Gill 2002). Chiapas es una de las

regiones con mayor número de registros de Scarabaeinae en México (Morón 2003), no obstante, la mayoría de estos reportes provienen de estudios realizados en la región de La Selva Lacandona (Morón *et al*. 1985, Palacios-Ríos et al. 1990, Halffter *et al*. 1992, Navarrete y Halffter 2008, Sánchez-de-Jesús *et al*. 2016), mientras que los pocos registros procedentes de la REBISO se han derivado de muestreos esporádicos (Cano 1998, Blas y Gómez 2009).

El objetivo principal de este trabajo fue analizar la diversidad alfa y beta de los escarabajos copronecrófagos de la subfamilia Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) en dos hábitats con diferente grado y tipo de perturbación, y un área de selva mediana subperennifolia conservada, ubicados en el ejido Emilio Rabasa, en la zona de amortiguamiento de la REBISO, el cual a su vez es una de las primeras aproximaciones al conocimiento de este grupo de insectos en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de muestreo se ubica en los alrededores del ejido Emilio Rabasa, localizada al sur de la Zona Núcleo I de la poligonal de la REBISO, entre los 650 y 785 m de altitud en el municipio de Ocozocoautla de Espinoza (Fig. 1, CONANP 2001). En la zona se pueden observar varios tipos de vegetación como las selvas bajas y mediana subperennifolia, pastizales, vegetación secundaria y áreas deforestadas provocadas por incendios forestales. Entre las principales actividades económicas se encuentran la ganadería, los cultivos de maíz y de café (Vázquez-Pérez *et al*. 2009). Los sitios de muestreo elegidos para el estudio representan los principales tipos de hábitat de la zona, caracterizados por diferentes usos de suelo y tipo de vegetación (Tabla 1): 1) Selva mediana subperennifolia (SM), la altura del estrato superior fluctúa entre los 20 y 35 m y son representativas algunas especies de los géneros *Manilkara, Swietenia, Brosimum, Cedrela, Bursera*, *Ceiba* y *Ficus*, entre otros; 2) Policultivo tradicional de café (CC), en su mayoría este tipo de plantaciones se encuentran en áreas donde predominan las selvas medianas subperennifolia para lo cual se han eliminado el dosel inferior y algunos individuos del estrato superior para regular la sombra del cultivo, no obstante, también se encuentran cercanos a otras zonas donde se realizan diversas actividades humanas; 3) Vegetación secundaria (VS), son estados sucesionales de selva mediana subperennifolia que se caracterizan por la presencia de algunas especies de los géneros *Belottia, Cecropia, Gliricidia, Bursera, Byrsonima, Guazuma* y *Adelia*. Gran parte de estas zonas fueron provocadas por incendios forestales (CONANP 2001, Maldonado *et al*. 2009).

Recolección y trabajo taxonómico

Se realizaron cinco muestreos, cada uno con duración de tres días en los meses de abril, agosto, octubre y diciembre de 2011 y febrero de 2012. Las recolecciones se efectuaron mediante trampas de caída tipo CSS (Cebo-Suspendido-Superficie) modificadas (Lobo *et al*. 1988), utilizando de manera alternada ~30 gr de calamar en descomposición (carroña), estiércol de cerdo (omnívoro) o estiércol vacuno (herbívoro) como atrayentes, ya que el uso de estos tipos de cebo es adecuado para el muestreo de escarabajos copronecrófagos (Bustos-Gómez y Lopera 2003). Las trampas consistieron en recipientes de 1 l de capacidad enterradas a nivel de suelo. Los recipientes se llenaron con ~250 ml de etilenglicol como liquido conservador y se cubrieron con platos de plástico para proteger los cebos de la precipitación y desecación. En cada hábitat se instalaron 12 trampas por tipo de cebo de forma alternada

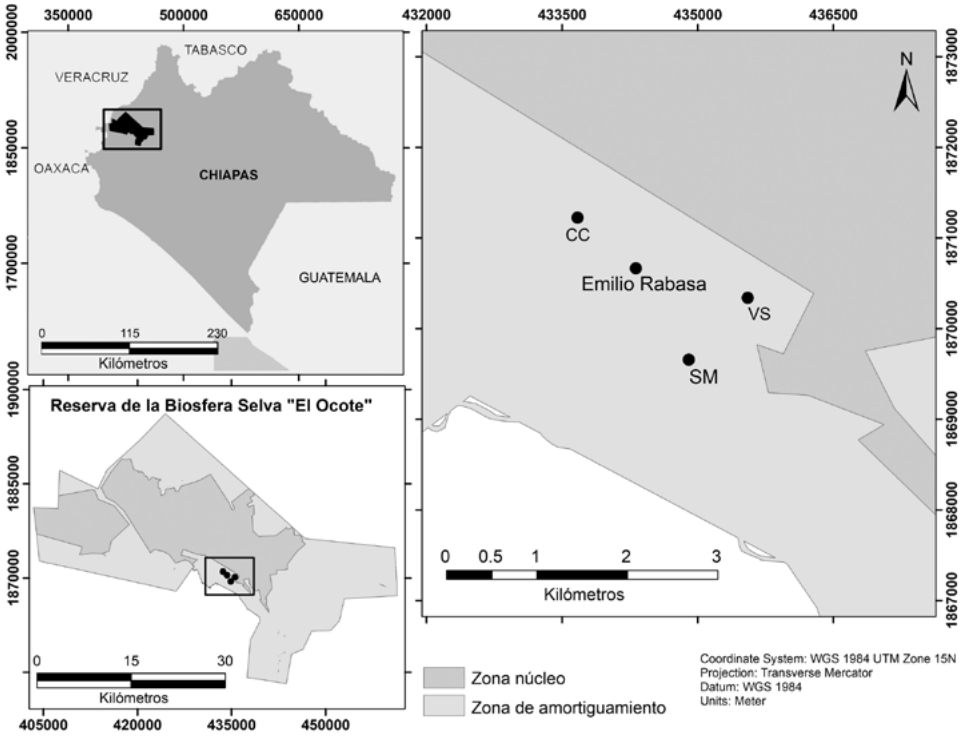

Figura 1. Localización en Chiapas de la REBISO y los tres hábitats de muestreo, ubicadas al sur de la zona núcleo I de la reserva. SM= Selva mediana, CC= Cultivo de café, VS= Vegetación secundaria

Tabla 1. Características generales de los tres hábitats de muestreo.

Hábitat	Coordenadas geográficas	Altitud (m)	Principales usos de suelo y vegetación	Descripción
SM	16°54'31" Norte, 93°36'40,6" Oeste	748	*Selva mediana subperennifolia	Tipo de vegetación distintiva de la zona, abarca cerca del 45 % de la superficie de la REBISO.
CC	16°55'21,8" Norte, 93°37'22,3" Oeste	732	**Policultivo tradicional de café	Actividad que ocupa el tercer lugar en cuanto a superficie y la primera de los cultivos perennes. Se encuentra inmersa en una matriz de selva mediana.
VS	16°54'53,2" Norte, 93°36'18,6" Oeste	761	*Vegetación secundaria	Áreas provocadas a partir de las temporadas de incendios forestales de 1998 y 2003, en proceso de recuperación natural; alcanzan cerca de 19 000 ha de la reserva.

SM= Selva mediana, CC= Cultivo de café, VS= Vegetación secundaria. *según CONANP (2001). **según Moguel y Toledo (1999).

y separadas por 10 m entre ellas, totalizando 108 trampas por muestreo. El material fue recuperado cada 24 horas y se almacenó en bolsas plásticas con etanol al 70 % para su traslado y posterior identificación.

La determinación genérica se realizó de acuerdo con los criterios de Delgado *et al.* (2000) y se emplearon claves y descripciones especificas según el grupo a determinar (Kohlmann y Solís 2001, Génier y Kohlmann 2003, Delgado y Kohlmann 2007, Génier 2009, Edmonds y Zidek 2010, 2012). El ordenamiento supragenérico utilizado corresponde a la propuesta de Bouchard *et al.* (2011). Los escarabajos capturados se encuentran depositados en las siguientes colecciones: Colecciones Entomológicas de El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal (ECO-SC-E) y unidad Tapachula (ECO-TAP-E), Colección Entomológica del Instituto de Ecología A. C. (IEXA) y Colección personal Benigno Gómez (BGG).

Análisis de datos

Se evaluó la diversidad alfa (α) mediante el uso del número de especies efectivas, basadas en los tres primeros números de la serie de Hill: la diversidad de orden 0 conocida como riqueza efectiva (Q_0); la diversidad de orden 1, que es el exponencial de la entropía del índice de Shannon (Q_1); y la diversidad de orden 2, que es el inverso del índice de Simpson (Q_2) (Jost 2006). Para evaluar el esfuerzo de muestreo se calculó la completitud de la cobertura del muestreo ($\hat{C}m$), calculada como la proporción del número de individuos totales que corresponden a las especies representadas en la muestra el cual toma valores entre 0, o mínima completitud y 100, o máxima completitud (Chao *et al.* 2014). Se realizaron rutinas de interpolación/extrapolación de las abundancias de cada hábitat para comparar y estimar la riqueza de especies. Estos procedimientos se realizaron utilizando el paquete iNEXT, en el software R (R Core Team c2016). Además, se estimó la riqueza de especies con el modelo Chao 1 considerando como eventos de muestreo los 15 días acumulados durante los cinco meses de recolección, utilizando el software EstimateS (Colwell c2013).

Con el fin de comparar la equitatividad de las abundancias de las especies entre los hábitats, se realizaron curvas de rango-abundancia calculando el logaritmo base 10 de la proporción de cada especie (Feinsinger 2001). Asimismo, se realizó un análisis de preferencia de hábitat mediante el índice de selección de Savage, el cual relaciona las proporciones usadas de cada recurso con su proporción en el ambiente (Atienza 1994).

La diversidad beta (β) entre los tres hábitats se obtuvo mediante el indice de Morisita-Horn basada en la diversidad efectiva de especies para multiples ensambles, como medidas de entropía entre sitios; este indice es especialmente adecuado para medir la similitud utilizando abundancias (Jost *et al.* 2011). La diversidad beta indica el número hipotético de comunidades tomando valores entre uno y el máximo número de comunidades que se comparan, en nuestreo caso, el máximo valor es tres; una $\beta = 1$ indica una sola comunidad, mientras que valores de $\beta > 1$ indica comunidades distintas (Jost *et al.* 2011).

Para determinar los gremios tróficos se utilizaron los criterios de Navarrete y Halffter (2008), donde cada especie se separó conforme a la proporción de sus abundancias en los diferentes cebos utilizados, considerándose especialistas (coprófagos y necrófagos) cuando al menos el 75 % de los individuos de cada especie fue capturado en trampas con estiércol o carroña y generalistas si la proporción de individuos en cualquiera de los cebos era menor a este porcentaje.

RESULTADOS

Se recolectaron 5421 individuos de 37 especies, agrupados en seis tribus y 12 géneros (Tabla 2). Onthophagini (S = 9) fue la tribu mejor representada, seguida de Deltochilini (S = 8) y Coprini (S = 7). El género *Onthophagus* reunió el mayor número de especies (S = 9). Las especies más abundantes fueron *Uroxys microcularis* Howden & Young, 1981 (1345 individuos), seguida de *Canthon vazquezae* (Martínez, Halffter & Halffter, 1964) (520 individuos), *Deltochilum pseudoparile* Paulian, 1938 (387 individuos), *Copris laeviceps* Harold, 1869 (321 individuos) y *Phanaeus endymion* Harold, 1863 (309 individuos), representando el 53,2 % de las abundancias totales. Veinticuatro especies se capturaron en todos los hábitats y solo siete fueron exclusivas: cuatro en la selva (*Canthidium* sp 4, *Canthidium* sp 5, *Deltochilum scabriusculum* Bates, 1887 y *Eurysternus foedus* Guérin-Méneville, 1830), dos en vegetación secundaria (*Canthidium pseudopuncticolle* Solís & Kohlmann, 2004 y *Onthophagus landolti* Harold, 1880) y una en el cultivo de café (*Coprophanaeus gilli* Arnaud, 1997) (Fig. 2). Los tres números de la serie de Hill indican que la selva (SM) es el hábitat más diverso. El cultivo de café (CC) presenta la menor riqueza (Q0) de los tres hábitats, pero una mayor diversidad (Q1) y dominancia (Q2) que el hábitat de vegetación secundaria (VS) (Tabla 3). El análisis de preferencia Savage indica una clara inclinación de la fauna de escarabajos hacia la SM (0,39), al ser este el único que sobrepasa el valor neutral de preferencia (0,34), no obstante, la VS también muestra un resultado cercano a este límite (0,33), mientras que el CC exhibe el valor más bajo (0,28).

Tabla 2. Composición y estructura de la fauna de Scarabaeinae en los tres hábitats de muestreo de la REBISO.

	Especies	GT	ER	SM	CC	VS	Total
	ATEUCHINI						
34	*Ateuchus perezvelai* Kohlmann, 2000	C	P	0	57	7	64
16	*Ateuchus rodriguezi* De Borre, 1886	C	P	31	80	14	125
29	*Scatimus ovatus* Harold, 1862	C	P	2	1	0	3
24	*Uroxys deavilai* Delgado & Kohlmann, 2007	G	P	4	0	147	151
1	*Uroxys microcularis* Howden & Young, 1981	C	P	390	253	702	1345
	COPRINI						
3	*Copris laeviceps* Harold, 1869	C	P	195	10	116	321
14	*Canthidium centrale* Boucomont, 1928	C	P	33	48	1	82
10	*Canthidium pseudoperceptibile* Kohlmann & Solís, 2006	C	P	82	28	4	114
5	*Canthidium pseudopuncticolle* Solís & Kohlmann, 2004	G	P	0	0	97	97
27	*Canthidium* sp 4	N	P	4	0	0	4
32	*Canthidium* sp 5	C	P	1	0	0	1
17	*Dichotomius amplicollis* Harold, 1869	G	P	30	7	1	38

(*Continúa*)

Tabla 2. Composición y estructura de la fauna de Scarabaeinae en los tres hábitats de muestreo de la REBISO (*continuación*).

	Especies	GT	ER	SM	CC	VS	Total
	DELTOCHILINI						
25	*Canthon cyanellus* LeConte, 1859	G	T	4	4	126	134
5	*Canthon femoralis* Chevrolat, 1834	C	T	147	23	80	250
30	*Canthon leechi* (Martínez, Halffter & Halffter, 1969)	G	T	1	1	12	14
2	*Canthon vazquezae* (Martínez, Halffter & Halffter, 1964)	G	T	334	122	64	520
15	*Deltochilum sublaeve* Bates, 1887	N	T	31	148	22	201
31	*Deltochilum mexicanum* Burmeister, 1848	N	T	1	0	1	2
7	*Deltochilum pseudoparile* Paulian, 1938	N	T	124	250	13	387
28	*Deltochilum scabriusculum* Bates, 1887	C	T	4	0	0	4
	ONITICELLINI						
20	*Eurysternus angustulus* Harold, 1869	C	E	15	15	13	43
12	*Eurysternus caribaeus* Herbst, 1789	C	E	51	34	13	98
33	*Eurysternus foedus* Guérin-Méneville, 1830	C	E	1	0	0	1
22	*Eurysternus magnus* Castelnau, 1840	C	E	7	1	52	60
	ONTHOPHAGINI						
18	*Onthophagus carpophilus* Pereira & Halffter, 1961	C	P	25	10	2	37
6	*Onthophagus crinitus* Harold, 1869	G	P	138	16	63	217
26	*Onthophagus cyclographus* Bates, 1887	C	P	4	0	7	11
23	*Onthophagus incensus* Say, 1835	C	P	5	1	0	6
37	*Onthophagus landolti* Harold, 1880	C	P	0	0	2	2
21	*Onthophagus longimanus* Bates, 1887	G	P	14	5	1	20
8	*Onthophagus maya* Zunino, 1981	G	P	95	126	1	222
11	*Onthophagus rhinolophus* Harold, 1969	G	P	52	194	3	249
9	*Onthophagus yucatanus* Delgado, Peraza & Deloya, 2006	C	P	85	17	54	156
	PHANAEINI						
13	*Coprophanaeus corythus* Harold, 1863	N	P	41	40	8	89
35	*Coprophanaeus gilli* Arnaud, 1997	N	P	0	1	0	1
4	*Phanaeus endymion* Harold, 1863	G	P	160	11	138	309
19	*Phanaeus sallei* Harold, 1863	C	P	22	2	19	43
	Número de individuos			**2133**	**1505**	**1783**	**5421**

GT= Gremios tróficos, C= Coprófago, N= Necrófago, G= Generalista. ER= Estrategia de relocalización, P= Paracóprido, Telecóprido, E= Endocóprido. Los números en la primera columna son utilizados para identificar las especies en la figura 3.

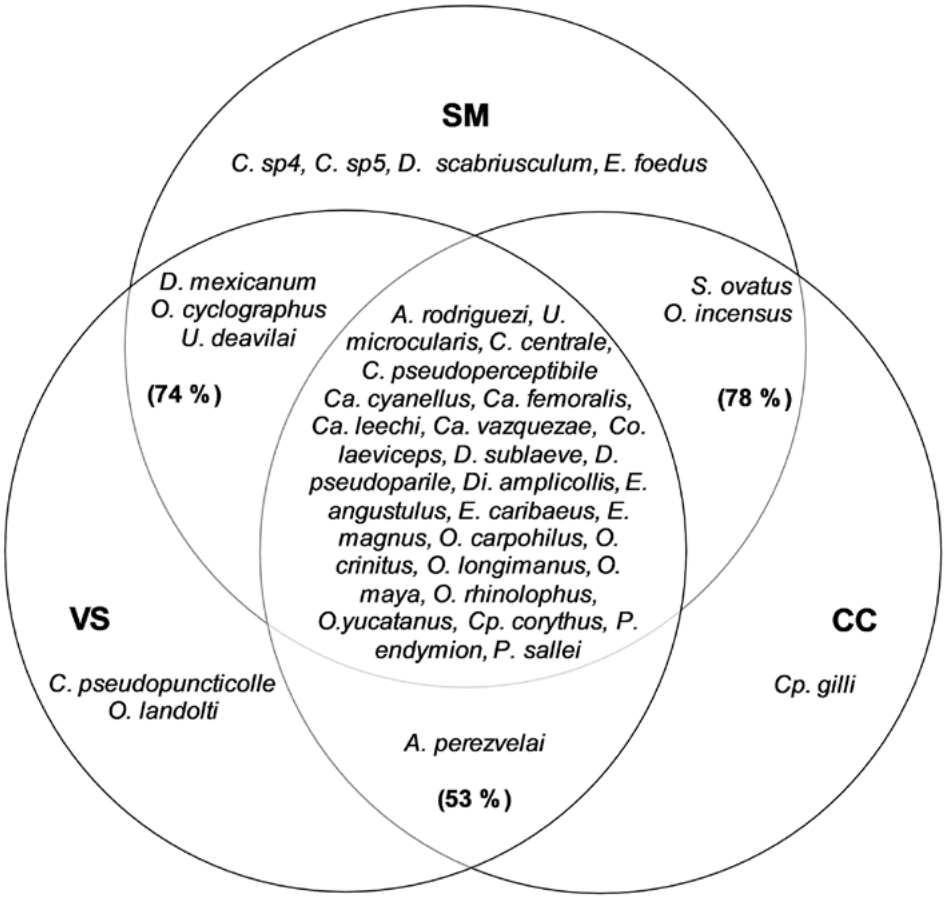

Figura 2. Diagrama de Venn que muestra la distribución de la fauna de Scarabaeinae entre los tres hábitats de la REBISO. El porcentaje entre paréntesis representa la similitud entre hábitats. SM= Selva mediana, VS= Vegetación secundaria, CC= Cultivo de café.

Tabla 3. Estimación de la diversidad alfa mediante los tres primeros números de Hill, evaluación de la representatividad faunística y completitud del muestreo.

	SM	**VS**	**CC**
Riqueza efectiva (Q_0)	33	30	28
Diversidad de Shannon (Q_1)	15,1	9,9	12,8
Diversidad de Simpson (Q_2)	10,9	5,3	9,7
Estimación de riqueza (Chao1)	36 (91,7)	33,3 (90,1)	33 (84,8)
Extrapolación de abundancias	36,1 (91,4)	33,5 (89,6)	32,1 (87,2)
Cobertura de muestreo ($\hat{C}m$)	99,8	99,7	99,6

Los números entre paréntesis indican el porcentaje obtenido de acuerdo con la riqueza estimada. SM= Selva mediana, VS= Vegetación secundaria, CC= Cultivo de café.

La completitud de la cobertura de muestreo ($\hat{Cm}$) estimada fue cercana al 100 % en los tres hábitats, por lo que se puede inferir que el muestreo fue suficientemente exhaustivo, con la SM como el sitio que se encuentra más cercano a obtener un inventario completo. Tanto el estimador de riqueza Chao1 como la extrapolación de las abundancias sugieren que el CC es el hábitat donde existen más posibilidades de capturar un mayor número de especies, estimando seis y siete especies más, respectivamente, mientras que para SM y VS estiman tres especies adicionales al inventario (Tabla 3).

Las curvas de rango-abundancia muestran a *U. microcularis*, una de las cinco especies más abundantes, como la única que persiste y se mantiene dominante en todos los hábitats (Fig. 3). Las curvas muestran un comportamiento similar en su parte media y posterior. Sin embargo, la distribución es más uniforme en SM, donde se observa un mayor número de especies dominantes y menos especies raras, presentando mayor equitatividad en la distribución de su fauna. El CC presenta un patrón similar, pero con una distribución más compacta. Por el contrario, en la VS se registró una pendiente más acentuada debido a la dominancia evidente de *U. microcularis* (n = 39,37 %) y una distribución más segregada del resto de las especies. El porcentaje más alto de similitud entre las tres combinaciones posibles ocurrió entre SM-CC (78 %), seguido de SM-VS (74 %) y CC-VS (53 %), con un alto número de especies compartidas (Fig. 2). Esta alta similitud confirma el hecho de que la fauna de escarabajos de los tres hábitats probablemente sean parte de una sola comunidad ya que la diversidad beta mediante el índice de Morisita-Horn revela un valor cercano a 1 (β = 1,31).

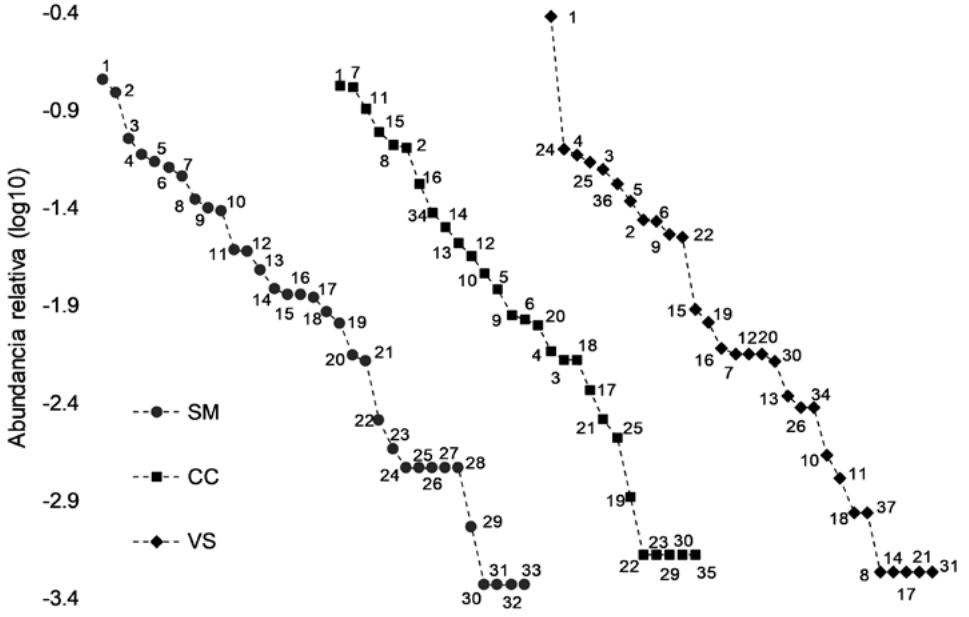

Figura 3. Curvas de rango-abundancia de la fauna de escarabajos copronecrófagos de cada hábitat de muestreo. Las especies están señaladas por los números en la tabla 2. Nótese la ubicación de *U. microcularis* (1). SM= Selva mediana, CC= Cultivo de café, VS= Vegetación secundaria.

En cada uno de los tres cebos utilizados se capturaron 31 especies, pero la mayor proporción de individuos fue capturada en estiércol de cerdo (40,3 %), seguida por aquellos que prefirieron el calamar (35,7 %), siendo el estiércol vacuno el cebo con menor número de ejemplares atraídos (24 %). Sin embargo, la composición de especies y sus abundancias atraídas a los tres cebos fue diferente en cada hábitat (Fig. 4). Por su parte, la comunidad de copronecrófagos está integrada en su mayor parte por especies con hábitos alimentarios coprófagos (S = 20), seguido de las especies generalistas (S = 11) y las especies necrófagas (S = 6). En cuanto a la estructura en cada hábitat, las especies coprófagas fueron dominantes en los tres, sin embargo, están mejor representados en la SM, mientras que las generalistas se encontraron principalmente en la VS y los necrófagos en el CC (Fig. 5).

DISCUSIÓN

Diversidad alfa (α) y representatividad del inventario

Las 37 especies recolectadas representan el 31,1 % de la fauna de escarabajos copronecrófagos que se ha reportado para Chiapas (119 especies sensu Delgado y Kohlmann 2007, Génier 2009, Halffter y Halffter 2009, Edmonds y Zidek 2010, Gómez 2013, González-Alvarado y Vaz-de-Mello 2014, Lizardo *et al*. 2017, Sánchez-Hernández *et al*. 2017). Cabe destacar que constituye un porcentaje alto tomando como referencia otros trabajos realizados en la misma región, en los cuales se obtuvo una menor diversidad de especies utilizando el mismo número de trampas (Arellano *et al*. 2008, 2013). Esta diferencia radica en la variedad de atrayentes utilizados en este

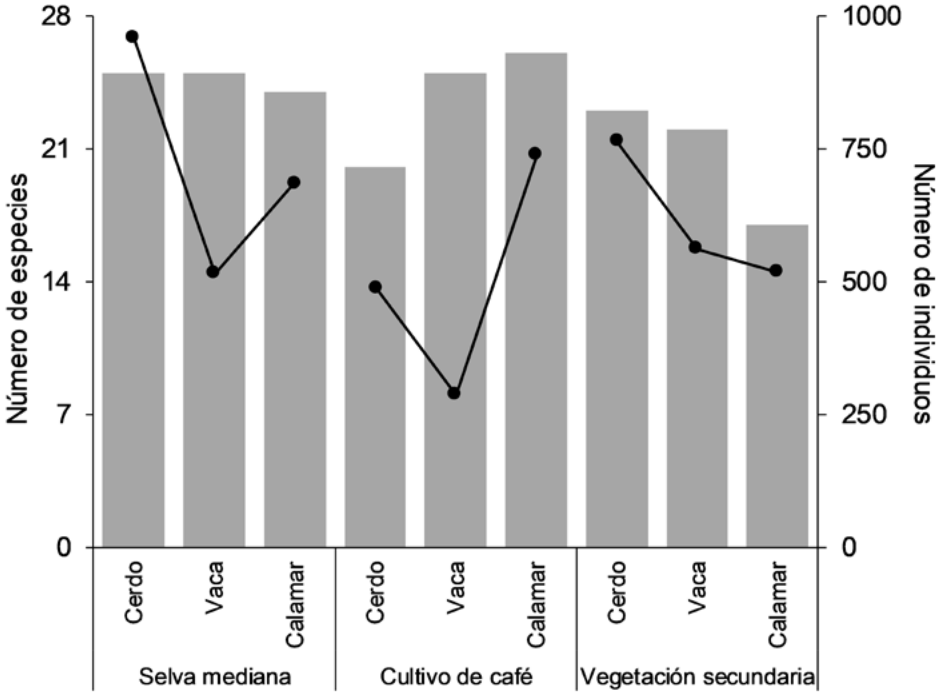

Figura 4. Número de especies (barras) y sus abundancias (líneas) capturadas en los tres atrayentes por hábitat de muestreo.

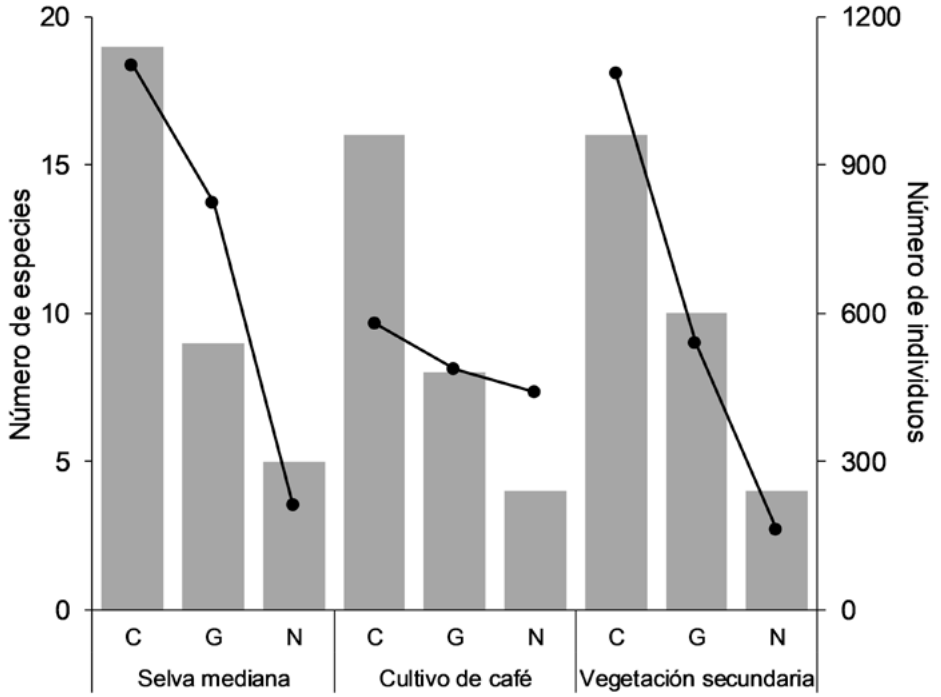

Figura 5. Número de especies (barras) y abundancias (líneas) de los gremios de Scarabaeinae en los tres hábitats de muestreo. C= Coprófagos, G= Generalistas N= Necrófagos.

trabajo para la recolección de escarabajos copronecrófagos, ya que, incluso entre las especies coprófagas de la subfamilia, algunas utilizan solo un tipo de excremento y se les denomina especies estenófagas, mientras otras menos especializadas usan de manera indistinta cualquier tipo de excremento e inclusive, en menor medida, carroña (Halffter y Matthews 1966). Los muestreos no completaron un ciclo anual como el realizado por Navarrete y Halffter (2008), ni utilizó una gama de métodos de muestreo disponible para este grupo de insectos (Morón *et al*. 1985, Palacios-Ríos *et al*. 1990) lo cual probablemente hubiese permitido incrementar las cifras del inventario y obtener un número de especies más cercano a las sugeridas por los estimadores.

Sin embargo, los valores de eficiencia del muestreo son altos al tratarse de un grupo diverso para el cual es difícil obtener el inventario completo de especies y por lo general se considera que un inventario está razonablemente completo cuando el porcentaje de las especies observadas es mayor al 80 % de la riqueza estimada (Pineda y Verdú 2013).

Algunas especies que de acuerdo con su área de distribución pudiesen complementar el inventario son: *Canthon indigaceus* LeConte, 1859, *C. championi* Bates, 1887, *Copris lugubris* Boheman, 1858, *Dichotomius satanas* (Harold, 1867), *Phanaeus pyrois* Bates, 1887, *Deltochilum acropyge* (Bates, 1887), todas reportadas dentro de la poligonal de la REBISO, en la zona de Laguna Bélgica, al oeste del sitio de muestreo (Blas y Gómez 2009). Posiblemente la ausencia de estas especies en los muestreos responda a factores como: 1) requerimientos de hábitat:

la presencia de ciertas especies como *Co. lugubris* y *Ca. indigaceus* se favorece en condiciones de alta temperatura, insolación directa y baja humedad como potreros y pastizales (Arellano *et al*. 2008), mientras que nuestros sitios de muestreo no presentan estas condiciones; 2) Especialización trófica: si bien *D. acropyge* presenta una amplia distribución en bosques tropicales húmedos, esta especie ha sido reportada como un depredador especializado en milpiés (Cano 1998); 3) segregación temporal: debido al carácter efímero del recurso y la competencia interespecífica, la variación temporal en la actividad de estos escarabajos es considerada un mecanismo de segregación ecológica (Hanski y Cambefort 1991), por lo que es recomendable realizar muestreos de por lo menos un ciclo anual.

En diversos estudios se ha encontrado una relación positiva entre un hábitat conservado o poco perturbado y su diversidad de escarabajos, indicando que los cambios en la estructura de la vegetación primaria dan lugar a una reducción de la diversidad de escarabajos (Navarrete y Halffter 2008, Díaz *et al.* 2010). Este patrón es concordante con los resultados del presente trabajo, ya que el hábitat de selva mediana muestra los valores más altos de abundancia, riqueza (Q_0), diversidad (Q_1) y dominancia (Q_2) de especies respecto a lo obtenido en los otros hábitats estudiados.

Equitatividad de las comunidades

La fauna presente en la SM exhibe una estructura y composición mejor distribuida que los otros hábitats, la cual se ajusta a una de tipo logarítmica normal que caracteriza a las comunidades estables en equilibrio (Moreno 2001), sugiriendo una comunidad de escarabajos más equitativa (Melic 1993). En general se sugiere que esto es posible gracias a las condiciones microclimáticas que la heterogeneidad del paisaje permite, además de la presencia de estanques estacionales que son utilizados como abrevaderos por algunas especies de mamíferos medianos que proporcionan el recurso trófico para los escarabajos, manteniendo nichos que aseguran la supervivencia de los escarabajos. Esto ratifica la importancia de la vegetación primaria en el mantenimiento de la diversidad de especies y los servicios ecosistémicos que estos proveen (Navarrete y Halffter 2008). Pese a ser el hábitat con menor riqueza, la equitatividad del CC probablemente se deba a que este tipo de agrosistemas se desempeñan como corredores entre manchones de selva, sitios de alimentación o como refugio alternativo donde estos insectos encuentra disponibilidad de recurso, lo cual resalta su importancia como complemento de la vegetación primaria (Estrada y Coates-Estrada 2002, Arellano *et al*. 2005, Pineda *et al*. 2005). Aun cuando el patrón de distribución de las especies de abundancia media y baja es similar en los tres hábitats, la fauna de la VS se ajusta a una de tipo geométrico típica de comunidades poco competitivas (Moreno 2001). Ello se debe a la evidente dominancia de *U. microcularis*, cuya abundancia sobrepasa considerablemente a las demás especies, superando cinco veces a la segunda especie más abundante en el sitio.

Por otra parte, los tres hábitats presentan un esquema similar en términos de grupos funcionales. Las especies que exhiben estrategia de relocalización paracóprida, o cavadoras, representan el mayor porcentaje de riqueza y abundancia, teniendo mayor impacto en la ingeniería del suelo, no obstante, la mayoría de las especies que componen este gremio son de talla pequeña. Por su parte, las especies telecópridas, o rodadoras, están representadas por especies de talla mediana a grande, por lo que podrían tener resultados significativos en la remoción de la materia orgánica en descomposición como estiércol y carroña, y la dispersión secundaria de semillas, siendo este último, especialmente importante

en zonas en proceso de recuperación. Mientras que las especies endocópridas, o residentes, están representados por pocas especies y su aporte principal reside en la supresión de parásitos intestinales (Simmons y Ridsdill-Smith 2011).

Diversidad beta (β)

La proximidad (± 2 km), es un factor que influye en el bajo recambio de especies entre los sitios, puesto que este grupo de insectos posee una amplitud de vuelo de poco más de un kilómetro y durante un tiempo de 20 a 40 minutos continuos hasta varias horas en el día (Gill 1991); permitiendo que la conectividad entre los hábitats se mantenga. Dichos factores influyen directamente en que todos los sitios de muestreo formen parte de una sola comunidad a pesar de que cada hábitat de muestreo presente condiciones diferentes, ya que entre el sitio de vegetación secundaria y los cultivos de café se encuentra un continuo de áreas perturbadas por cambios de uso del suelo como monocultivos, potreros y zonas en recuperación por incendios forestales, mientras que la selva se ubica en una zona con vegetación primaria con baja alteración (Flamenco-Sandoval *et al*. 2007, Maldonado *et al*. 2009). Dicho esto, la mayoría de las especies compartidas entre los tres hábitats (24) parecen mostrar un amplio espectro de tolerancia ambiental (especies euritípicas), principalmente las cinco más abundantes, ya que se encuentran en altas proporciones en al menos dos de los hábitats, lo que concuerda con otros estudios en los que se han capturado tanto en áreas conservadas como en zonas abiertas o de transición de manera indistinta (Arellano *et al*. 2008, Navarrete y Halffter 2008, Sánchez-de-Jesús *et al*. 2016, Díaz *et al*. 2010).

En este mismo sentido, las pocas diferencias en la composición de la fauna de cada sitio se deben sobre todo a la presencia de algunas especies con bajas abundancias (raras o turistas), que probablemente provienen de otros hábitats del paisaje o de paisajes colindantes en los que mantienen poblaciones abundantes, sugiriendo que estas especies muestran una gran movilidad entre los ambientes en busca de recursos (Halffter y Moreno 2005). Algunas especies como *C. gilli*, *D. mexicanum* y *E. magnus* que se consideran típicas de bosque mesófilo (Génier 2009, Edmonds y Zidek 2010, Cancino-López *et al*. 2014); *O. landolti* y *S. ovatus* generalmente abundantes en zonas abiertas como pastizales y potreros (Génier y Kohlmann 2003, Favila 2005, Basto-Estrella *et al*. 2012) son algunos ejemplos. Aun con estas bajas diferencias, la fauna de Scarabaeinae parece mostrar una marcada preferencia según el índice de selección de Savage al sitio conservado o selva mediana.

Gremios tróficos

Pese a capturar el mismo número de especies en los tres atrayentes, se observa una marcada diferencia entre la composición y estructura de las especies coprófagas respecto de las generalistas y las necrófagas. Este patrón es común en los bosques del Neotrópico y se adjudica a la presencia de mamíferos en el ecosistema que proveen recursos a los escarabajos de la subfamilia, representación que se sugiere es habitual en áreas con cierto grado de conservación (Halffter y Matthews 1966, Halffter *et al*. 2007, Navarrete y Halffter 2008). Cuando la densidad de mamíferos proveedores de estiércol desciende, la necrofagia es considerada importante en este grupo de escarabajos (Halffter y Matthews 1966), debido a la disposición de carroña, procedente principalmente de pequeños mamíferos (Bustos-Gómez y Lopera 2003). Este esquema explica la alta representatividad de los especialistas necrófagos en el CC, al considerarse un agrosistema que actúa como refugio de roedores y otros mamíferos pequeños (Mendoza Sáenz y Horváth 2013). En el caso de las especies generalistas,

su mayor proporción se encuentra en la VS, donde todas las especies del gremio están representadas, lo cual coincide con lo reportado por Reyes-Novelo *et al*. (2007), quienes observaron que la presencia de las especies de este gremio aumenta en los sitios donde predomina la vegetación secundaria.

Si bien las especies de los tres hábitats forman parte de una sola comunidad, siendo la región, potencialmente rica en fauna de escarabajos copronecrófagos. La composición de los gremios tróficos puede revelar información valiosa sobre la presencia de vertebrados que proveen los recursos alimenticios a este grupo de escarabajos y, por consiguiente, sobre el estado de conservación de los ecosistemas (Nichols *et al*. 2008). Por lo tanto, es importante continuar con los estudios de este grupo de escarabajos a diferentes escalas espaciales y temporales para tener un panorama más amplio de los posibles efectos causados por diversas alteraciones de origen natural y antropogénico de la región.

PARTICIPACIÓN DE AUTORES

GSH trabajo de campo, análisis de datos y escritura del documento; BG escritura del documento, concepción y diseño; LD determinación taxonómica; MERL Escritura del documento; ERCM análisis de datos.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no existen conflictos de intereses que puedan afectar el contenido, resultados o conclusiones del artículo.

AGRADECIMIENTOS

El primer autor agradece al financiamiento otorgado por el proyecto "Restauración y manejo sustentable en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote: Un esfuerzo integral y participativo". Agradecemos las facilidades otorgadas por los habitantes del ejido Emilio Rabasa durante el trabajo de campo. A Eder Mora-Aguilar por su apoyo en la corroboración de algunas especies y a Rolando Dávila por la elaboración del mapa del área de estudio.

LITERATURA CITADA

Arellano L, Favila, ME, Huerta C. 2005. Diversity of dung and carrion beetles in a disturbed Mexican tropical montane cloud forest and on shade coffee plantations. Biodivers. Conserv. 14(3):601–615. doi: 10.1007/s10531-004-3918-3.

Arellano L. León-Cortés JL, Halffter G. 2008. Response of dung beetle assemblages to landscape structure in remnant natural and modified habitats in southern Mexico. Insect Conserv. Diver. 1(4):253–262. doi: 10.1111/j. 1752-4598.2008.00033.x.

Arellano L, León-Cortés JL, Halffter G, Montero J. 2013. *Acacia* woodlots, cattle and dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in a Mexican silvopastoral landscape. Rev. Mex. Biodivers. 84:650–660. doi: 10.7550/rmb.32911.

Atienza JC.1994. La utilización de índices en el estudio de la selección de recursos. Ardeola. 4(2):173–175.

Basto-Estrella G, Rodríguez-Vivas RI, Delfín-González H, Reyes-Novelo E. 2012. Escarabajos estercoleros (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de ranchos ganaderos de Yucatán, México. Rev. Mex. Biodivers. 83:380–386.

Blas M, Gómez B. 2009. Escarabajos (Coleoptera: Scarabaeidae). En Riechers A, Morales-Pérez. JE, Hernández E, compiladores. Laguna Bélgica: Patrimonio Natural e interpretación ambiental. Chiapas: Instituto de Historia Natural. p. 75–87.

Bouchard P, Bousquet Y, Davies AE, Alonso-Zarazaga MA, Lawrence JF, Lyal CHCA, Newton AF, Reid CAM, Schmitt M, Ślipiński SA, Smith ABT. 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta). ZooKeys. 88:1–972. doi: 10.3897/zookeys.88.807.

Bustos-Gómez F, Lopera A. 2003. Preferencia por cebo de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un remanente de bosque seco tropical al norte del Tolima (Colombia). En: Onore G, Reyes-C P, Zunino M, compiladores. Escarabeidos de Latinoamérica: Estado del conocimiento. Volumen 3. Zaragoza: Monografías Tercer Milenio. p. 59–65.

Cancino-López RJ, Chamé-Vázquez ER, Gómez B. 2014. Escarabajos necrófilos (Coleoptera: Scarabaeinae) en tres hábitats del Volcán Tacaná, Chiapas, México. Dugesiana. 21(2):135–142.

Cano EB. 1998. *Deltochilum valgum acropyge* Bates (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): habits and distribution. Coleopt. Bull. 52(2):174–178.

Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. Ecol. Monogr. 84(1):45–67. doi: 10.1890/13-0133.1.

Colwell RK. c2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9.1.0. [Revisada en: 16 Ago 2016]. http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates

[CONANP] Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 2001. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote. Chiapas: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.

Delgado L, Pérez A, Blackaller J. 2000. Claves para determinar a los taxones genéricos y supragenéricos de Scarabaeoidea Latreille, 1802 (Coleoptera) de México. Folia Entomol. Mex. 110:33–87.

Delgado L, Kohlmann B. 2007. Revisión de las especies del género *Uroxys* Westwood de México y Guatemala (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). Folia Entomol. Mex. 46(1):1–36.

Díaz A, Galante E, Favila ME. 2010. The effect of the landscape matrix on the distribution of dung and carrion beetles in a fragmented tropical rain forest. J. Insect Sci. 10(81):1–16. doi: 10.1673/031.010.8101.

Edmonds WD, Zidek J. 2010. A taxonomic review of the neotropical genus *Coprophanaeus* Olsoufieff, 1924 (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). Insecta Mundi. 0129:1–111.

Edmonds WD, Zidek J. 2012. Taxonomy of *Phanaeus* revisited: Revised keys to and comments on species of the New World dung beetle genus *Phanaeus* MacLeay, 1819 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Phanaeini). Insecta Mundi. 0274:1–108.

Estrada A., Coates-Estrada R. 2002. Dung beetles in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat island at Los Tuxtlas, Mexico. Biodivers. Conserv. 11:1903–1918.

Favila ME. 2005. Diversidad alfa y beta de los escarabajos del estiércol (Scarabaeinae) en Los Tuxtlas, México. En: Halffter G, Soberón J, Koleff P, Melic A, editores. Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma. Volumen 4. Zaragoza: Monografías Tercer Milenio. p. 209–2019.

Feinsinger P. 2001. Designing field studies for biodiversity conservation. Washington: Island Press. Chapter 9, Species Diversity: Easy to Quantify, but What Does It Mean?; p. 131–144.

Flamenco-Sandoval A, Martínez Ramos M, Masera OR. 2007. Assessing implications of land-use and land-cover change dynamics for conservation of a highly diverse tropical rain forest. Biol. Conserv. 138:131–145.

Génier F. 2009. Le genre *Eurysternus* Dalman, 1824 (Scarabaeidae: Scarabaeinae: Oniticellini): Révision taxonomique et clés de détermination illustrées. Pensoft Series Faunistica No 85. Bulgaria: PENSOFT Publishers.

Génier F, Kohlmann B. 2003. Revision of the Neotropical dung beetle genera *Scatimus* Erichson and *Scatrichus gen. nov*. (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). Fabreries. 28(2):57–111.

Gill BD. 1991. Dung beetles in tropical American forest. En: Hanski I, Cambefort Y, editors. Dung beetle ecology. New Jersey: Princeton University Press. p. 221–229.

Gill BD. 2002. Scarabaeinae Latrielle 1802. En: Arnett RH, Thomas MC, Skelley PE, Frank JH, editores. American beetles. Pollyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea, Volume II. Florida: CRC Press. p. 48–51.

Gómez B. 2013. Los escarabajos (Coleoptera: Scarabaeoidea). En: CONABIO/Gobierno del Estado de Chiapas, editores. La biodiversidad en Chiapas: Estudio de Estado. México, D. F.: CONABIO. p. 210–212.

González-Alvarado A, Vaz-de-Mello FZ. 2014. Taxonomic review of the subgenus *Hybomidium* Shipp 1897 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: *Deltochilum*). Ann. Soc. Entomol. Fr. (N.S.). 50(3–4):431–476. doi: 10.1080/00379271.2014.989178.

Halffter G, Favila ME, Halffter V. 1992. A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forest and derived ecosystems. Folia Entomol. Mex. 84: 131–156.

Halffter G, Matthews EG. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). Folia Entomol. Mex. 12–14:1–312.

Halffter G, Moreno CE. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. En: Halffter G, Soberón J, Koleff P, Melic A, editores. Sobre diversidad biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma. Zaragoza: Monografías Tercer Milenio. Volumen 4. p. 5–18.

Halffter G, Pineda E, Arellano L, Escobar F. 2007. Instability of copronecrophagous beetle assemblages (Coleoptera: Scarabaeinae) in a mountainous tropical landscape of Mexico. Environ. Entomol. 36(6):1397–1407. doi: 10.1603/0046-225X(2007)36[1397:IOCBAC]2.0.CO;2.

Halffter V, Halffter G. 2009. Nuevos datos sobre *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeinae) de Chiapas, México. Acta Zool. Mex. (n.s.). 25(2):397–407.

Hanski I, Cambefort Y. 1991. Resource partitioning. En: Hanski I, Cambefort Y, editors. Dung beetle ecology. Princeton: Princeton University Press. p. 330–349.

Jost L. 2006. Entropy and diversity. Oikos. 113(2):363–375.doi:10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x.

Jost L, Chao A, Chazdon RL. 2011. Compositional similarity and β (beta) diversity. En: Magurran AE, McGill BJ, editors. Biological diversity: frontiers in measurement and assessment. Oxford: Oxford University Press. p. 66–84.

Kohlmann B, Solís A. 2001. El género *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. G. It. Ent. 49(9):159–261.

Lizardo V, Escobar F, Rojas-Soto O. 2017. Diversity and distribution of Phanaeini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in Mexico. Zootaxa. 4358(2):271–294. doi: 10.11646/zootaxa.4358.2.3.

Lobo JM, Martín-Piera F, Veiga CM. 1988. Las trampas *pitfall* con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). I. Características determinantes de su capacidad de captura. Rev. Ecol. Biol. Sol 25(1):77–100.

Maldonado ML, Rodríguez DA, Guízar E, Velázquez J, Náñez S. 2009. Reducción en riqueza de especies arbóreas por incendios en la Reserva Selva El Ocote, Chiapas. Rev. Cien. For. Mex. 34(106):127–148.

Melic A. 1993. Biodiversidad y riqueza biológica. Paradojas y problemas. Zapateri Revta Aragon. Ent. 3:97–103.

Mendoza Sáenz VH, Horváth A. 2013. Roedores y murciélagos en la zona cafetalera del Volcán Tacaná, Chiapas, México. Therya. 4(2):409–423.

Moguel P, Toledo VM. 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems. Conserv. Biol. 13(1):11–21.

Moreno CE. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. Zaragoza: Manuales y Tesis, Sociedad Entomológica Aragonesa.

Morón MA. 2003. Familia Scarabaeidae *(sensu stricto)*. En: Morón MA, editor. Atlas de los escarabajos de México Coleoptera: Lamellicornia. Volumen II. Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae. Barcelona: Argania Editio. p. 19–20.

Morón MA, Villalobos FJ, Deloya C. 1985. Fauna de coleópteros lamelicornios de Boca del Chajul, Chiapas, México. Folia Entomol. Mex. 66:57–118.

Navarrete D, Halffter G. 2008. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) diversity in continuous forest, forest fragments and cattle pastures in a landscape of Chiapas, Mexico: the effects of anthropogenic changes. Biodivers. Conserv. 17(12):2869–2898. doi: 10.1007/s10531-008-9402-8.

Nichols E, Gómez A. 2014. Dung beetles and fecal helminth transmission: patterns, mechanisms and questions. Parasitology. 141:614–623. doi: 10.1017/S0031182013002011.

Nichols E, Spector S, Louzada J, Larsen T, Amezquita S, Favila ME. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. Biol. Conserv. 141:1461–1474.

Nichols ES, Gardner TA. 2011. Dung beetles as a candidate study taxon in applied biodiversity conservation research. En: Simmons LW, Ridsdill-Smith TJ, editors. Ecology and Evolution of Dung Beetles. Oxford: Blackwell. p. 267–291.

Palacios-Ríos M, Rico-Grey V, Fuentes E. 1990. Inventario preliminar de los Coleoptera Lamellicornia de la zona de Yaxchilán, Chiapas, México. Folia Entomol. Mex. 78:49–60.

Pineda E, Moreno C, Escobar F, Halffter G. 2005. Frog, bat and dung beetle diversity in the cloud and coffee agroecosystems of Veracruz, Mexico. Conserv. Biol. 19(2):400–410.

Pineda R, Verdú JR. 2013. Cuaderno de Prácticas. Medición de la biodiversidad: diversidades alfa, beta y gamma. Querétaro: Universidad Autónoma de Querétaro y Universidad de Alicante.

R Core Team. c2016. R: A language and environment for statistical computing version 3.3.1. R Foundation for Statistical Computing. [Revisada en: 07 May 2016]. https://www.r-project.org/

Ramírez-Marcial N, Martínez-Icó M, Luna-Gómez A, Buet C, Taylor-Aquino NE. 2017. Diversidad local y regional de árboles en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas. En: Ruiz-Montoya L, Álvarez-Gordillo G, Ramírez-Marcial N, Cruz-Salazar B, editores. Vulnerabilidad social y biológica ante el cambio climático en la Reserva de la Biosfera El Ocote. Chiapas: El Colegio de la Frontera Sur. p. 255–308.

Reyes-Novelo E, Delfín-González H, Morón MA. 2007. Copro-necrophagous beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity in an agroecosystem in Yucatan, Mexico. Rev. Biol. Trop. 55(1):83–99.

Sánchez-de-Jesús HA, Arroyo-Rodríguez V, Andresen E, Escobar F. 2016. Forest loss and matrix composition are the major drivers shaping dung beetle assemblages in a fragmented rainforest. Landscape Ecol. 31:843–854. doi: 10.1007/s10980-015-0293-2.

Sánchez-Hernández G, Gómez y Gómez B, Delgado L, Rodríguez-López, ME. 2017. Primer registro de *Onthophagus longimanus* Bates, 1887 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) para Chiapas, México. Dugesiana. 24(1):57–59.

Simmons LW, Ridsdill-Smith TJ. 2011. Reproductive competition and its impact on the evolution and ecology of dung beetles. En: Simmons LW, Ridsdill-Smith TJ, editors. Ecology and Evolution of Dung Beetles. Oxford: Blackwell. p. 1–20.

Tarasov S, Génier F. 2015. Innovative bayesian and parsimony phylogeny of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) enhanced by ontology-based partitioning of morphological characters. PLoS One. 10(3):e0116671. doi: 10.1371/journal.pone.0116671.

Tribe GD, Burger BV. 2011. Olfactory ecology. En: Simmons LW, Ridsdill-Smith TJ, editors. Ecology and Evolution of Dung Beetles. Oxford: Blackwell. p. 87–106.

Vásquez MA, March I. 1996. Conservación y desarrollo sustentable en la Selva El Ocote, Chiapas. Chiapas: El Colegio de la Frontera Sur.

Vázquez-Pérez, JL, Enríquez PL, Rangel-Salazar JL. 2009. Diversidad de aves rapaces diurnas en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México. Rev. Mex. Biodivers. 80:03–209.

Recibido: 02/11/2017
Aceptado: 15/05/2018